两种蝇类精细胞发育过程中细胞核的变态

吴敦肃 郭一松
(中国科学院上海植物生理研究所，上海)

周鹤雄
(中国科学院上海昆虫研究所，上海)

戴玲美
(山东大学，济南)

摘要 本文用透射电子显微镜研究了大头金蝇(*Chrysomyia megacephala*)和肥须亚麻蝇(*Parasarcophaga crassipalpis*)精细胞发育过程中细胞核的变态过程。精细胞从球形细胞演变为线形精子，核要经历四个时期，即：球核期，细胞为球形，核亦为球形，核膜与一般体细胞核无异；棒核期，核拉长如棒，顶体形成，核膜孔聚集于一侧；染色质凝聚期，染色质与核质分开，经过一系列变化，再凝聚成致密的块状，多余核质从核孔聚集处开口排出核外；成熟期，核变成一团电子密度极大的腊肠形。精细胞抛弃绝大部分细胞质和多余的结构，变成线形精子。以上演变过程两种蝇类完全相似，但在染色质凝聚期的变化中差异却很大：大头金蝇凝聚程序为：细纤维—粗纤维—块状—致密团；肥须亚麻蝇则为：蚁蚕状—纵列薄片状—厚片状—块状—致密团。

关键词 大头金蝇 肥须亚麻蝇 精母细胞 精子形成

精子的细胞核是遗传信息的携带者，是精子中最重要的部分，它在精子发育过程中的变化，一直为人们所重视。Chevailler (1970) 汇集了以往许多研究核在精子发育过程中变化的论文进行了评述。Clermont (1972) 曾指出：不同种类的生物，其精子在发育过程中的变化总是会有差异的。差异主要表现在精原细胞的分裂次数和精细胞的发育过程。

蝇类精细胞变化为精子过程的研究报告很少，截至目前只有果蝇、麻蝇和家蝇的报道。其中果蝇的文献较多，观察亦较详细；麻蝇 (Warner 1979, 1971)，家蝇 (Gassner 等，1972) 等也作过一些初步的观察。描述蝇类精子在发育过程中超微形态变化的主要文献有 Meyer (1970)，他描述了果蝇变异精子的发育过程；果蝇正常精子发育动态过程的超微形态变化，分别由 Rasmussen (1973) 和 Tokuyasu (1974) 进行了描述，其中尤以 Tokuyasu 对核的变化描述十分细致，但与作者对食蚜蝇精细胞核变化的观察相比，差异极大。为此引起了作者的兴趣拟对蝇类各科精细胞在发育中的变化进行观察对比，希望从中找到一些规律。

本文以丽蝇科的大头金蝇 (*Chrysomyia megacephala*) 和麻蝇科的肥须亚麻蝇 (*Parasarcophaga crassipalpis*) 为材料，对其精细胞发育过程中细胞核变化的超微形态

本文于1985年9月收到。

进行了详细观察，以进一步了解不同蝇类精细胞变化的差异，为蝇类系统分类和控制精子发育工作提供资料。

材 料 与 方 法

采自上海市区的大头金蝇和肥须亚麻蝇雄性成虫，用乙醚稍加麻醉，在昆虫生理盐水中取出精巢，置冷 2.5% 戊二醛固定液（pH 7.2）中，固定 2 小时；经 0.1M 二甲砷酸钠缓冲液冲洗后，用 1% 四氧化锇后固定 2 小时；然后以系列酒精脱水，丙酮过渡。环氧树脂 650 包埋，包埋块用 LKB-V 型超薄切片机薄切，薄片经铀、铅双染，在日立 H-500 及 JEM-100 CXII 电子显微镜下观察，拍照。

实 验 结 果

肥须亚麻蝇精巢结构简单，只具一香蕉形囊，黄色；长 2.5—3.0 毫米，宽 0.5—0.6 毫米；前端钝圆为盲端，在后端的 1/5 处束紧，而呈球形，有输精管从此处伸出与输精总管相连。大头金蝇的精巢结构亦简单，为桔红色梨形单囊；长 0.8 毫米，最宽处 0.35 毫米；顶端钝圆为盲端、末端尖细，有输精管与输精总管相通。不论麻蝇或金蝇，精巢前端的 2/5 部分内均充满着精原细胞、精母细胞和早期精细胞；中部 2/5 部分排列着精束，这些精束内的精细胞分别处于不同的发育阶段，精巢边缘精束内的细胞处于发育的较早期，越向中央越趋成熟，中央部分精束内全为成熟精子；后端 1/5 部分，即麻蝇的球部和金蝇的尖端部，为无规则散乱存在的成熟精子束，在后端进入输精管前，精子束解体，散开释放出游离的成熟精子。精细胞的变态在精巢中部 2/5 部分完成，故本文的观察主要在这个部分。

从精原细胞经精母细胞，发育为精细胞要经过减数分裂和一定次数的有丝分裂过程，形成具 128 个精细胞的精子束；然后拉长，核的位置朝向末端；在拉长的过程中，精子束在移向精巢末端同时，内部的精细胞发生着一系列的变化。精细胞从充满细胞质的球形，演变为几乎不含细胞质的线形精子。从精细胞的变化与核的变化来看，两种蝇类均可分为四个时期，即：球核期、棒核期、染色质凝聚期和成熟期。

球核期：两种蝇类在本期形态变化基本相同。精母细胞完成最后一次有丝分裂后，形成早期精细胞，细胞与核均呈球形，其核具双层核膜结构，核膜孔分散分布于膜上。核内染色质分散分布。胞质内无微管存在：线粒体、内质网分散存在；高尔基体位于核侧（图版 I:1）。在本期末，外层核膜界面消失似呈半流质状，包在内层核膜外，核膜孔似悬浮在消失界面的外层核膜中（图版 III:11）。这时核内染色质仍分散分布，球核的直径在金蝇为 8 微米左右，麻蝇为 7 微米左右。

棒核期：此期的早期两种蝇类的变化基本相同，均在细胞核的两端分别与顶体（图版 I:2）和尾轴丝相接，这个时期是使不能运动、无极性的精细胞逐渐变成能自由运动的线型精子的关键时期。

首先，悬浮在外层核膜中的核膜孔集中于核一侧的部分区域，称为核膜孔部分；随即，外层半流质状的膜恢复为有界面的膜，此时核膜仍为双层，其余部分均无核膜孔，称无核膜孔部分。与此同时，核的两端分别接上顶体和轴丝，细胞质中出现从头部直伸向尾端的微管。核开始拉长。

金蝇细胞质中的微管分布于有核膜孔部分的密度大于无核膜孔部分、微管的数目在本期为 60—70 根，有核膜孔部分具 20 余根；微管直径约 200 埃。核迅速拉长的同时，其横切面也很快缩小，从 8 微米缩到 2 微米（图版 I:3），再缩至 1 微米左右（图版 I:4）。核长度变化难以准确测量，大约在 12 微米左右。染色质先是分散分布于核内(图版 I:2、3)；当核拉长到 10 微米以上时，染色质即沿无核膜孔部分浓缩（图版 I: 4)。麻蝇精细胞核从 7 微米开始拉长到 28 微米；横切面从圆形变成扇形（图版 III:11、12、13)，直径从 7 微米、4 微米、缩至 1.2 微米。染色质先分散于核内（图版 III:11)，接着沿无核膜孔部分的膜聚集（图版 III:12)，随即中央部分变成蚁蚕状的短丝（图版 III:13)。核在圆形横切面时，核膜双层，其外只分布少量微管(图版 III:12)；拉长过程结束时，核的横切面呈扇形，无核膜孔部分的核膜变为单层；核膜孔部分位于扇形底部中间，其核膜已消失；扇形两侧单层膜外有侧板相护，侧板部分无微管或有个别微管；扇形弧端除紧密排列的微管外，还有游离的微管，计有微管 80—90 根；扇形底部不论有、无核膜孔部分均有微管覆盖，计有微管 30—40 根(图版 III:13)。

染色质凝聚期：精细胞纵向拉长的同时，染色质开始凝聚；当拉长结束，凝聚的染色质进行了重新排列。这类变化在两种蝇类之间差异极大。

金蝇在本期沿无核膜孔部分浓缩的染色质变为纤维状（图版 I:5)，继而染色质纤维增多，并向中央扩散，直至几乎占据整个核(图版 II:6、7)。核的横切面从圆形变为蘑菇形(图版 I:5)，继而为长方形(图版 II:7)；两侧出现内凹弯月形侧板，接着外卷成蛋卷型导管(图版 II:7a、b)。上部半圆形为无核膜孔部分，底部两角也无核膜孔；底部中间为有核膜孔部分；两边无核膜孔，为侧板所覆(图版 II:7)。核周无论有、无核膜孔部分，均围绕着一圈微管，上部弧形处微管从 40 余根渐减至 20 余根；两底角各有微管 10 根左右，底部中间有微管 8—9 根(图版 I:5)。继而，两底角与底部中间微管混在一块，并减至 20 根左右(图版 II:7)。所有微管的直径均为 200 埃。另外，侧板或由侧板卷曲成的导管部分，无微管或偶有几根微管(图版 I:5，II:7)。接着染色质纤维的粗细从 300 埃变成 400 埃（图版 II:7、8a)；继而粗纤维收缩、靠拢形成染色质块(图版 II:8c)。同时，在有核膜孔部分的微管移向一侧，该部分核膜消失，形成一开口，大量核质由此外溢(图版 II: 8a、b)。随着核质外溢，染色质浓缩成致密块状(图版 II:8c、d、e)。核膜面积也缩减，核的直径由 10 微米渐缩至 0.4 微米，长度缩至 9 微米。最后，整个核变成电子密度极高的腊肠形。核外周的微管变化明显，在本期初核前端有 50 余根（图版 II:7a、b、8b)；核后端与尾轴丝相接处，微管数较多，可达 100 根以上(图 II:8a)；核质外溢结束，核膜即封闭了开口，形成均一完整的核膜，有核膜孔部分与无核膜孔部分的界限消失，这时染色质浓缩成致密块状，微管紧密排列在核膜外，数量减至 46 根左右（图版 II:8e)，导管仍然存在，还附有一层细胞质。本期时间短、变化快，故在同一个精束的横切面上往往可以见到染色质凝聚期的几个阶段(图版 II:9)。

麻蝇在本期初无论聚集在膜上的染色质、或者游离在中央呈蚁蚕状的短丝染色质，均与核质分离，而重组成从前端到后端的纵列薄片。其纵切面为纵行排列的细纤维（图版 IV:15)；从横切面看则为无规则卷曲的细纤维（图版 III:14)，这表明纵列薄片不是有规则垂直排列，而是卷曲、皱缩在一块。接着薄片并合变厚，厚度从原来的 150 埃变为 300

埃至 400 埃，再凝聚成块(图版 II:6、7)。这时凝聚成块的染色质缩于核之一侧，另一侧为核质(图版 IV:17)；继而抛弃多余的核膜和核质，缩成很小只含染色质电子密度极高的一核团(图版 IV:18)。核的外形在本期变化甚大，初期核的横切面为扇形（图版 III:14），两侧护以侧板；其余两端各列微管 60—70 根和 30—40 根。当染色质片并合变厚时，侧板外卷呈双环导管，核横切面随之变圆（图版 IV:16），微管紧包于核膜外。抛弃多余核膜和核质后，横切面缩小，紧包于外的微管也减少至 30—40 根；核的直径缩至 0.40 微米；双环导管从两侧移到一侧（图版 IV:18)。本期末，核后端与尾轴丝相接处，微管集中于线粒体衍生物侧，形成束状(图版 IV:19)。

成熟期：该期变化两种蝇类几乎完全相同。首先，细胞质中微管和导管消失，接着细胞质迅速移向尾端，作为残余物被抛出细胞。最后，只保留顶体、腊肠型的核以及尾部。金蝇核长 9 微米，粗 0.3 微米(图版 II:10)；麻蝇核长 20 微米，粗 0.4 微米(图版 IV:20)。两种蝇类精子核的外被膜均为二层膜构成——核膜和细胞膜。

讨 论

Tokuyasu (1974) 对果蝇精细胞核在发育中变化的报道，以及作者对尾蛆蝇和大头金蝇、麻蝇的观察结果，均说明这四种蝇类精细胞核虽然形态有所不同，但发育过程基本相同。可以认为精细胞发育中核变化的生物学意义，在于将细胞核内物质进行一次较大的清理，排出一切不必要的物质，几乎只保留与遗传有关的染色质，使核的体积缩至最小限度。这样精子变得很小，在一次交配中能保有大量的精子，使更多的卵有受精的机会，以利种族的延续和繁衍。

四种蝇类中变异最大，并能表现出分类地位特征的形态变化，是染色质凝聚期的染色质变化。四种蝇类中可以将染色质变化分成三种类型：第一类，染色质的凝聚为雾状凝聚型。如果蝇、麻眼尾蛆蝇精细胞核的染色质是从无核膜孔部分开始作雾状浓缩，再向中部扩散，然后浓缩成电子密度高的块。第二类，为丝状凝聚型。如大头金蝇精细胞的染色质，先沿无核膜孔部分的核膜凝聚成细纤维，继而合并变粗，再聚集成致密的块团。第三类，片状凝聚型。如肥须亚麻蝇精细胞的染色质，先分二部分浓缩，沿无核膜孔核膜呈雾状浓缩，位于中央部分凝成蚁蚕状短纤维；之后，这二部分融合形成从顶端至末端纵向排列的薄片，继而薄片并合成厚片，再聚合成团。从染色质凝聚的情况看，雾状凝聚过程较简单，而片状凝聚较为复杂，丝状凝聚居中。从进化的角度看，可以认为麻蝇在分类上有较高的地位；金蝇次之；果蝇与尾蛆蝇属于较低种群。

参 考 文 献

Chevailler, P. 1970 Le noyau du spermatozoide et son evolution au coure de la spermiogenese; in Baccetti: Comparative spermatology. pp. 499—514 (Academic Press, New York).

Clermont, Y. 1972 Kinetics of spermatogenesis in mammals: seminiferous epithelium cycle and spermatogonial renewal, *Physiological Reviews* 52(1): 198—235.

Gassner, G.; Klemetson, D. J. and Richard, R. D. 1972 Spermiogenesis in the housefly, *Musca domestica* L. (Dipera: Muscidae): a transmission electron microscope study. *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 1: 105—20.

Meyer, G. F. 1970 Phenocopies of Y-deficiencies and extraordinary differentiation types in spermiogenesis; in Bac-

cetti: Comparative spermatology. pp. 347—55 (Academic Press. New York).

Rasmussen, S. W 1973 Ultrastructural studies of spermiogenesis in *Drosphila melanogaster* Meigen. Z. Zellforsch. mikrosk. *Anat.* 140: 125—44.

Tokuyasu, K. T. 1974 Dynamics of spermiogenesis in *Drosophila melanogaster.* IV. Nuclear trasformation. J. *Ultrastruct. Res.* 48: 284—303.

DEVELOPMENT OF THE SPERMATID NUCLEI DURING SPERMIOGENESIS IN TWO FLIES

WU DUN-SU　GUO YI-SONG

(*Shanghai Institute of Plant Physiology, Academia Sinica; Shanghai*)

ZHOU HE-XIONG

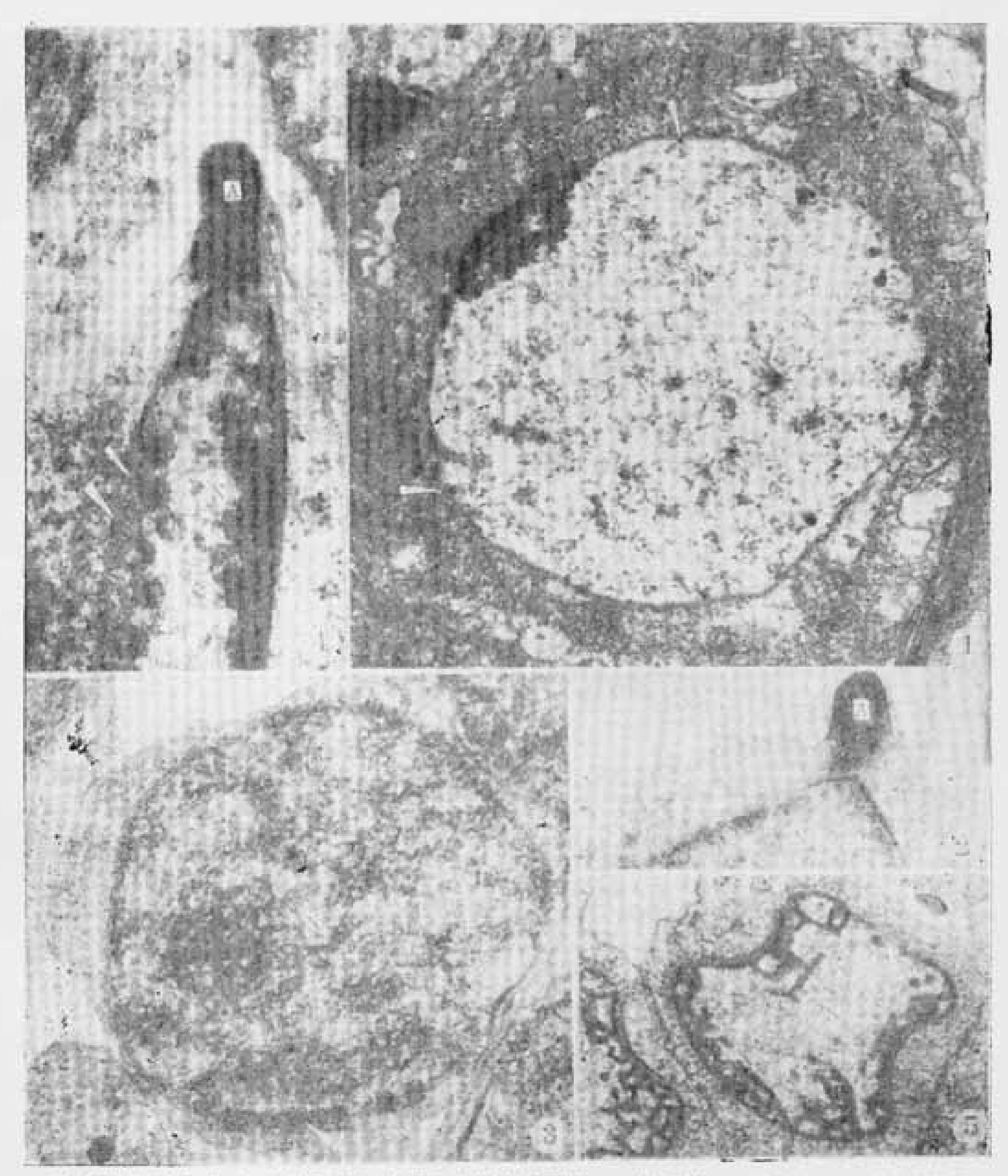
(*Shanghai Institute of Entomology, Academia Sinica, Shanghai*)

DAI LING-MEI

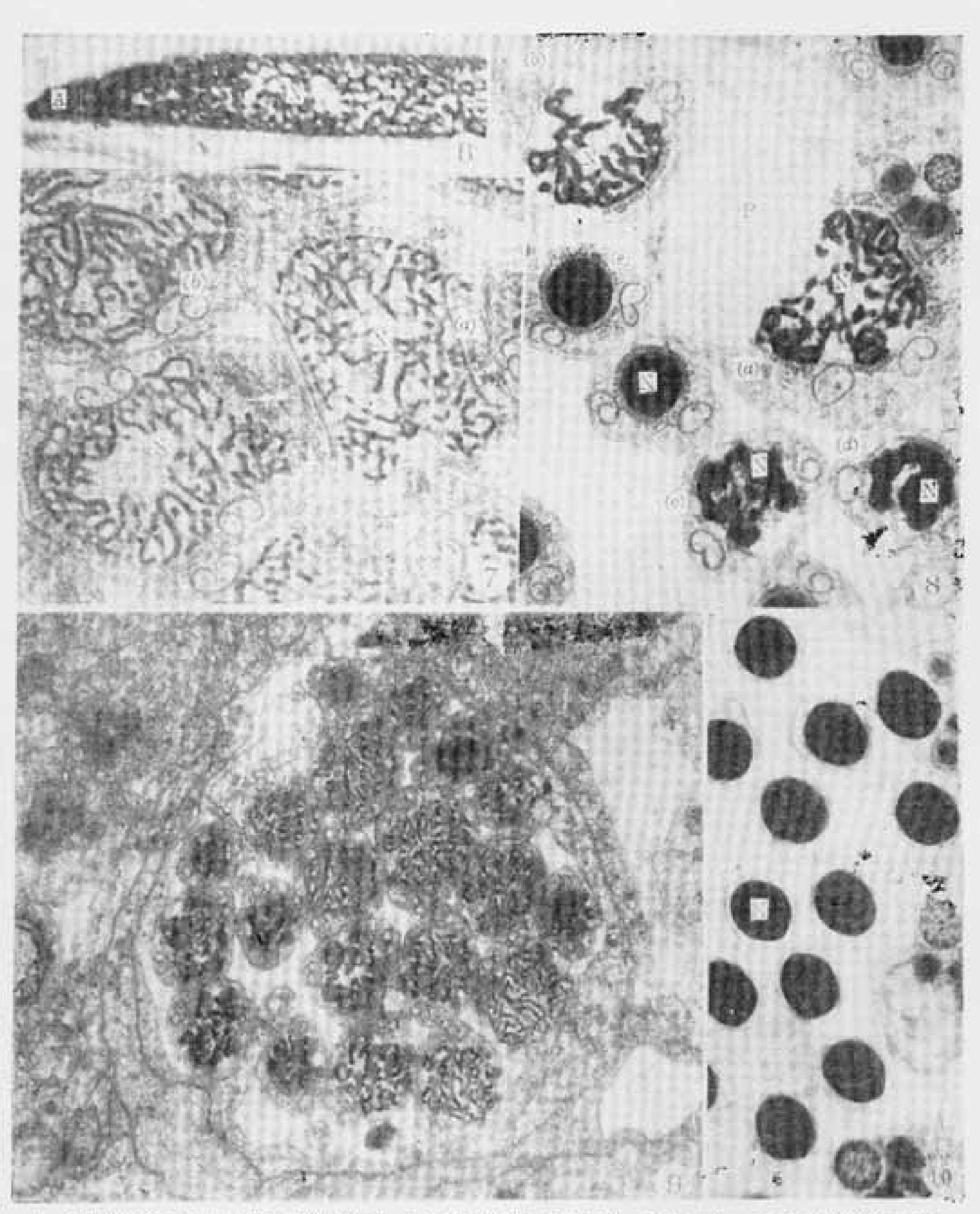
(*Department of Biology, Shandong University, Jinan*)

The development of the spermatid nuclei during spermiogenesis of the oriental latrine *Chrysomya megacephala* and the flesh fly *Parasarcophaga crassipalpis* are divided into four phases, namely the spherical nucleus phase containing round spermatid cells with spherical nuclei enveloped with double membrane; the rodded nucleus phase with fenestration of the nucleus envelope confined to a lateral region; the chromatin agglutination phase with chromatin separated from nucleoplasm, agglutinated to form a dene mass after elimination of the excessive nucleoplasm from the nucleus; and the maturation phase with the mass of highly condensed chromatin taking a sausage shape and elimination of excessive plasm and structures from the spermatid to form a thread-shaped spermatozoon. The two flies do not differ at the first, second and fourth phases, but differ at the third phase. The agglutination process of chromatin in the oriental latrine is of thte filamentary type while that of the flesh fly is of the laminary type.

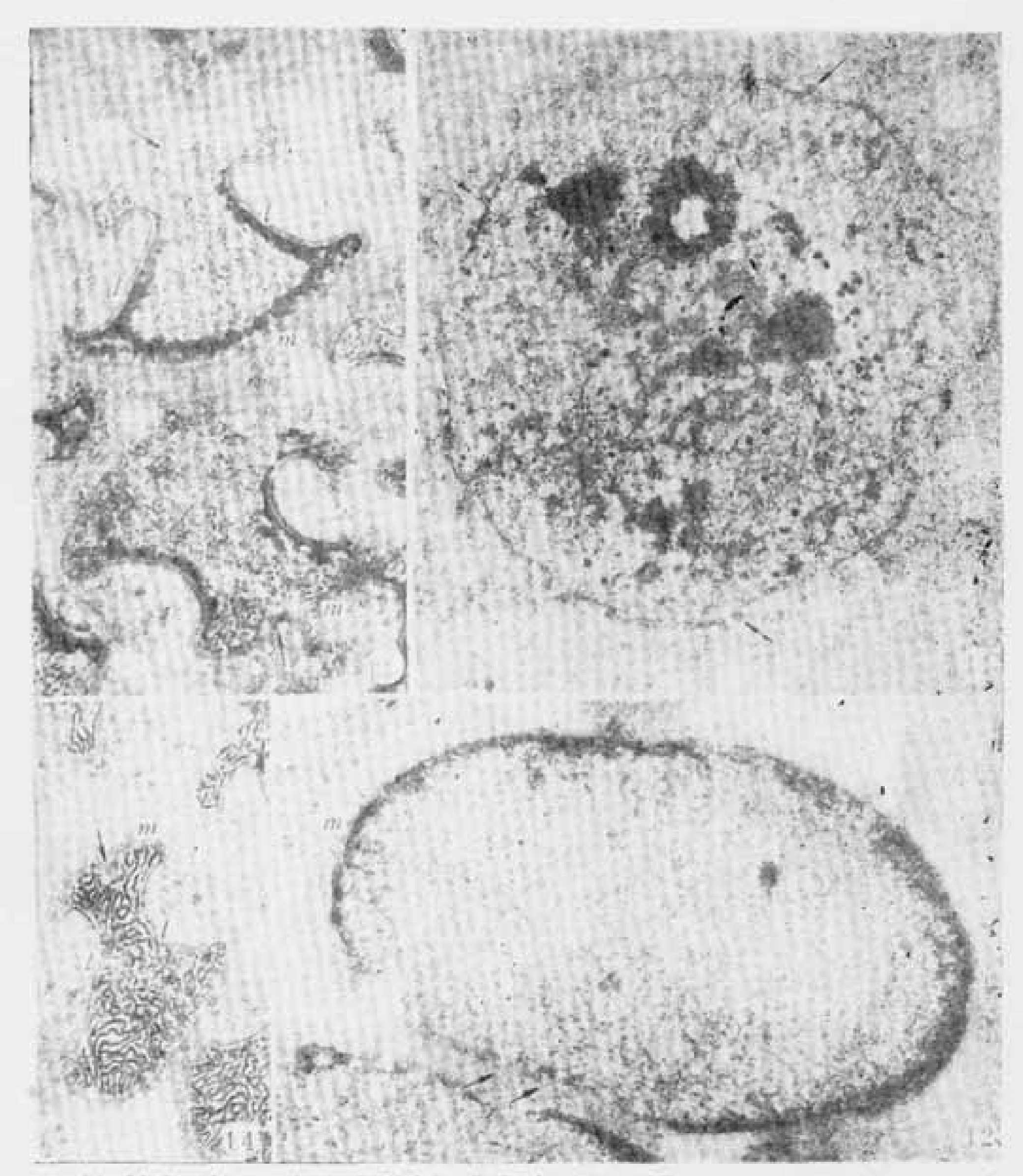
Key words *Chrysomya megacephala*——*Parasarcophaga crassipalpis* —— spermatid nucleus——spermiogenesis



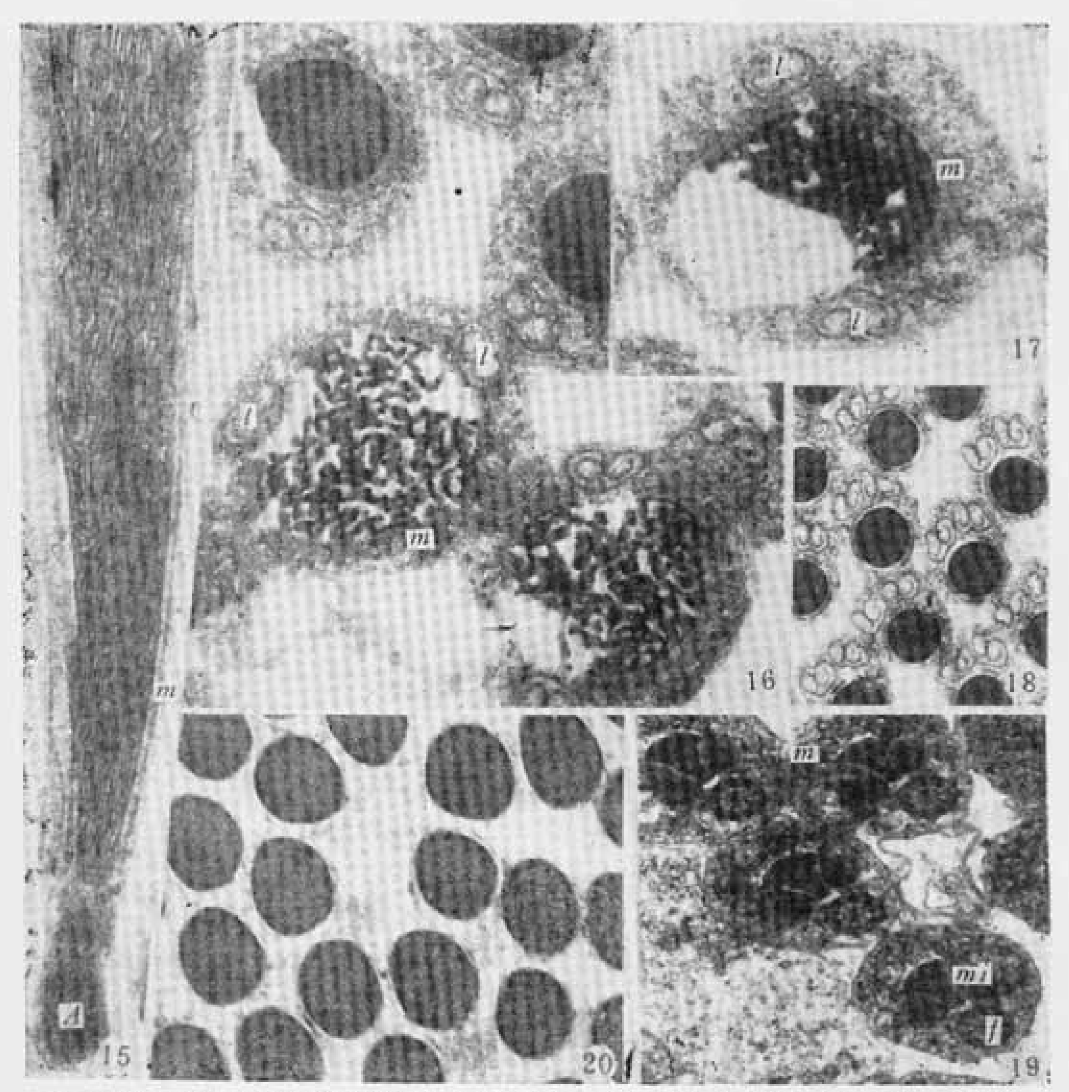
1.金蝇球核期精细胞。细胞核膜双层，核膜孔分散(箭头所指)。N为细胞核　×10,000　　2.金蝇棒核期精细胞核端部纵切。顶体下单层结构核膜和核周微管。A示顶体　×30,000　　3.金蝇棒核期精细胞核中部横切。示集中的核膜孔(箭头所指)，分散的染色质和周围微管。×30,000　　4.金蝇棒核期末，精细胞核端部纵切。集中的核膜孔(箭头所指)和核内沿无核膜孔部分浓缩的染色质。A示顶体　×30,000　　5.金蝇染色质凝聚期初，精细胞核中部横切。示集中在下部的核膜孔(箭头所指)，细丝状的染色质，上下微管及两侧的侧板。×30,000



6.金蝇染色质凝聚期，精细胞核端部纵切。示充满细丝状染色质的核　×20,000　7.金蝇染色质凝聚期，精细胞核中部横切，示侧板变化从弯月形（a）到蛋卷状（b）　×34,000　8.金蝇染色质凝聚期精细胞核各阶段的横切，示丝状染色质的核近前端部（a），核后部（b）；染色质块状浓缩过程（c、d）；染色质浓缩呈一团（c）和外溢出的核质（P）　×24,000　9.金蝇染色质凝聚期，精束的横切，示发育各阶段的细胞核，细丝阶段，粗丝阶段，块状阶段于精束近端部　×16,000　10.金蝇成熟的核（N）　×20,000



11.麻蝇球核期的精细胞。外层核膜已液态化，核膜孔(箭头指)仍分散　×12,000　12.麻蝇棒核期前半期的精细胞。横切面呈椭圆形，无核膜孔部分核膜双层，核膜孔集中(箭头指)，核周围细胞质中出现微管(m)　×24,000　13.麻蝇棒核期后半期的精细胞。核横切面呈扁形，无核膜孔部分核膜单层，核膜孔集中处(箭头指)已开放，大量微管在扁形的上弧和底部，扁形两侧为侧板(l)　×30,000　14.麻蝇染色质凝聚期早期精细胞核纵切面。染色质呈细丝状　×30,000



15.麻蝇染色质凝聚期早期精细胞核纵切面。染色质呈纵行排列的丝状，A示顶体　×30,000　16.麻蝇染色质凝聚期中期精细胞核横切面。染色质呈粗丝状，侧板（l）外卷呈双环导管，微管（m）包围3核，核膜孔集中处(箭头指)已开口　×40,000　17.麻蝇染色质凝聚期中期精细胞核横切面。染色质凝聚呈块状并聚于核的一侧　×40,000　18.麻蝇染色质凝聚期后期精细胞核横切面。染色质完全凝聚呈高电子密度状一团，导管（l）移到一侧　×20,000　19.麻蝇染色质凝聚期后期精细胞核末端与轴丝（f），线粒体（mi）相接处横切面。微管（m）成束　×30,000　20.麻蝇成熟期的精子核横切面　×30,000